Über die Entwicklungsfolge und den Bau der Holzfaserwandung.

Mit Bezug auf die Angaben hierüber im Handbuche der physiologischen Botanik von Hofmeister. Bd. I, 1867.

Von Dr. Th. Hartig.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. April 1870.)

Vor Einführung des Zellschlauch es (Ptychode-Schlauch, Primordialschlauch, Hautschicht des Protoplasma) in die Wissenschaft nahm man an, daß die Zellwand sieh verdicke durch freie, schichtenweise Ablagerung eines, aus dem Zellsafte ausscheidenden Bildungsstoffes auf die Innenfläche vorgebildeter Wandschichten. Das Aussetzen der Wandverdickung in Tipfeln, Tipfelkanälen und Spiralflächen erklärte man sich aus einer von Zelle zu Zelle bestehenden Saftströmung, in deren Bereich die Ablagerung des Wandungsstoffes verhindert werde.

Das von mir seit 1842 nachgewiesene Vorhandensein einer, den Zellsaft von der Zellwand trennenden, schlauchförmig geschlossenen Haut änderte die frühere Ansicht nur in sofern, als man annehmen mußte, es werde der Bildungssaft für die "Ablagerungsschichten" durch die Schlauchhaut nach Außen abgesondert. Im Übrigen hielt und hält man noch heute den Zellschlauch für ein bedeutungsloses Hinderniß freier Ablagerung der Verdickungsschichten, und die von mir vorgetragene Bildungsfolge, nach welcher der, nicht aus einem Protoplasma entstehende, sondern ursprüngliche, in sich fortwachsende und durch Theilung in die Tochterzellen übergehende Zellschlauch selbst es ist, der mit seinen beiden ineinander geschachtelten Schlauchhäuten und den organisirten, aus dem Zellkerne stammenden, zwischen beiden Schlauchhäuten lagernden Körpern zur Zellwand sich ausbilde, nach erfolgter Verjüngung des Zellschlauches durch den Zellkern, des Zellkern durch das Kernkörperchen (Karsten d. c. vit.), blieb bis heute unbeachtet.

Die neuesten, von Hofmeister a. a. O. vorgetragenen Ansichten über diesen Gegenstand sind im wesentlichen Folgende:

Die Substanz, durch welche jede Neubildung im Pflanzenreiche sich einleitet, ist das Protoplasma, ein zähflüssiger
quellungsfähiger, reichlich Wasser enthaltender Körper von der
Consistenz eines mehr oder minder dicklichen Schleimes, mit Wasser
nur langsam und nicht in jedem Verhältniß vermengbar, gegen umgebende oder in Hohlräume (Vacuolen) eingeschlossene, wässerige
Flüssigkeiten mit scharfen Umrissen abgegrenzt. In der durchsichtigen,
farblosen oder blaßgelblichen Grundsubstanz sind zahlreiche größere
oder kleinere Körper anderen Lichtbrechungvermögens eingebettet
(Seite 1 d. Handb.)

Nicht allein auf seiner Außengrenze, sondern auch auf der Grenze mit inneren, aus dem Protoplasma ausgeschiedenes Wasser enthaltenden Räumen (Vacuolen) verdichtet sich das Protoplasma zu einer festen Hautschicht (S. 6) 1).

Bei der Zellenmehrung durch Theilung theilt sieh der ganze protoplasmatische Inhalt der Mutterzelle, einschließlich der Hautschicht, durch eine von Außen nach Innen fortschreitende Abschnürung, selbstständig zur Grundlage der künftigen Tochterzellen (S. 86).

Nach vollendeter Abschnürung der nackten, nur von der Hautschicht umgebenen Tochterzellé wird das Material für die Bildung einer ersten Wandungsschicht, aus dem Protoplasma durch dessen Hautschicht hindurch in flüssiger Form ausgeschieden, und gestaltet sich in der nächsten Umgebung des Schlauches zu einem festen, elastischen Körper (S. 147), zu einer ersten Zellwandung. Die spätere Verdickung dieser ersten Wandungsschicht erfolgt nicht durch fortgesetzte Apposition neuer Wandungsschichten auf die Innenfläche der vorgebildeten, sondern durch Intussusception vom Zellschlauche ihr zugehender Nährstoffe (S. 211). Sie spaltet sich in zwei Grenzschichten, zwischen die eine mittlere Verdickungsschicht

¹⁾ Die äußere Hautschicht wäre also das was ich die äußere Schlauchhaut (Ptychoide), die Vacuolen Hautschicht wäre das was ich die innere Schlauchhaut (Ptychode) genannt habe (Leben der Pflanzenzelle 1844 S. 31). Es freut mich hier das erstemal die Existenz einer zweiten, inneren Schlauchhaut anerkannt zu sehen. In Letzterer und in der auf ihr beruhenden Scheidung eines Schlauchsafts vom Zellsafte liegt allein die physiologische Bedeutung des Zellschlauchs.

sich einschiebt (S. 196), oder vielmehr durch "Differen zir ung ihres Wassergehaltes" und dadurch verminderte Lichtbrechung (S. 192). Solchen Lichtbrechungsdifferenzen entspriugen auch die Schichtungen und Liniensysteme innerhalb jeder Wandungsschicht (S. 189, 197).

In Folge eintretender "Localisirung" des centripetalen Dickezuwachses, nehmen Flächen und Streifen verschiedener Form und Größe an späterer Verdickung der Zellwand nicht Theil und veranlassen die Spiral- oder Tipfelbildung (S. 167, 172). Wo dies nicht der Fall ist, da tritt auch Differenzirung der primitiven Wandung in sichtbare Schichten verschiedenen Wassergehaltes nicht ein (S. 192).

Behöfte Tipfel entstehen dadurch, daß über Flächen der primären Wandungsschicht, die in der Verdickung zurückbleiben, die angrenzenden Flächen der sich verdickenden Zellwand kuppelförmig hinauswachsen, bis auf eine Ausgangspforte in den Zellraum. Erst später (nach Monaten) wird die mittlere Scheidewand des, zwischen je zweien Nachbarzellen entstandenen Raumes resorbirt, in Folge dessen die benachbarten Zellräume in offene Verbindung treten (S. 174). Netzförmig verzweigte und spiralig gewundene Tipfelkanäle werden als histologische Novität aufgeführt.

Hiergegen habe ich die nachfolgenden Einwendungen zu erheben:

- 1. Wenn das Material für die erste Wandungsschicht von der Hautschicht des Protoplasma nach außen abgeschieden wird, wenn die Hautschicht selbst eine verdichtete Grenzschicht des Protoplasma ist, dann müßte jede Zelle in ihrem jugendlichsten Zustande nur aus protoplasmatischer Flüssigkeit bestehen. Diese zähflüssige Substanz, "deren eigenartiges Verhalten die Neubildungen einleitet" (S. 1), müßte ursprünglich von einer Haut nicht umgeben gewesen sein. Ist das nicht der Fall, enthält jede Pflanzenzelle auch in ihrem jugendlichsten Zustande eine fertig gebildete Hautschicht des Protoplasma, wie ist dann der Beweis zu führen, daß Letztere ein Erstarrungsproduct des Protoplasma, daß sie nicht vielmehr ein ursprünglich gegebener, organisirter, durch Intussusception und Assimilation wachsender, durch Selbstheilung sich mehrender Bestandtheil der Zellen ist?
- 2. Die erste Wandungsschicht jeder Zelle läßt Hofmeister in der Bildungsform anorganischer Körper, durch Apposition aus

formlosem Stoffe entstehen, das Wachsen dieser ersten Wandungsschicht soll durch Intussusception geschehen. Ist das annehmbar, ohne die strengste Beweisführung eines solchen Sachverhalts?

- 3. Wesentlicher Charakter alles Organisirten ist die Entwickelung seiner selbst innerhalb der Grenzen einer Hüllhaut. Ist es wahrscheinlich, daß die, durch Intussusception fortwachsende erste Zellwand außerhalb der Grenzen einer Hüllhaut entstehe? Daß auch Cuticula und Pollenwand keine Aussonderungen sind, darüber habe ich bereits im Jahrgange 1866 der Karsten'schen Zeitschrift S. 322, gesprochen.
- 4. Auf dem von Hofmeister bezeichneten Wege der Entwicklung müßte der, als Flüssigkeit vom Zellschlauche für die erste Wandungsschicht ausgesonderte Bildungsstoff, zwischen je zweien Nachbarwänden gleichzeitiger Entstehung und gleichzeitiger Fortbildung, nothwendig zusammenfließen und eine diesen Zellen gemeinschaftliche Scheidewand bilden. Aber gerade im jugendlichen Alter der Zellen lassen deren Primärwände schon durch anhaltendes Kochen leicht und ohne Zerreißung sich von einander trennen. Die mittlere Trennungslinie zwischen benachbarten Primärwänden entzieht sich der Beobachtung erst in der fertigen Zelle, bleibt aber auch dort erkennbar im Umfange intercellularer Räume. Es gibt sogar Fälle, in denen die ursprüngliche Trennung der äußersten Wandschichten benachbarter Zellen in mehr oder weniger weiter Verbreitung eine fortdauernde ist und durch Luftschichten erkennbar bleibt. So z. B. in der Samenschale von Pinus Cembra. In dem, ursprünglich einfachen, später sternförmigen Zellgewebe der Blätter stellt sich die Trennung wieder her bis auf den Umfang der Tipfelflächen, durch welche die Sternzellen im Zusammenhange bleiben.
- 5. Die Spaltung einer primären Zellwand in zwei Grenzschichten und die Bildung von Zwischenschichten innerhalb jener sind Annahmen, die mit den Thatsachen des Entwickelungsverlaufes sich nicht vereinen lassen.

Diese Spaltungs-Hypothese geht leider von mir selbst aus, und wurde herbeigeführt durch den linsenräumigen Tipfel von *Taxus* baccata 1), dessen Durchschnitt einen ununterbrochenen Zusammen-

¹⁾ Auch Trecul, einer der scharfsichtigsten und minutiösesten Forscher unserer Zeit ist in diese Spaltungs-Hypothese eingegangen, wie es scheint geleitet von demselben Objecte (Ann. d. sc. nat. Sér. 4 Tome II (1854) Pl. 21, 22 Fig. 52-54).

hang der inneren und äußeren Grenzschichten der fertigen Zellwand scheinbar unzweifelhaft erkennen läßt, wie dieses, in der hier beigegebenen Tafel, Fig. 3, bei p, der Tipfeldurchschnitt von Taxus veranschaulicht. Besteht ein solcher Zusammenhang äußerer und innerer Grenzschichten (a und c der Figuren 2-4 und 8 meiner Abbildungen) in der Wirklichkeit und ursprünglich, dann darf man daraus auf Gleichzeitigkeit der Entstehung beider Grenzschichten und auf Zwischenbildung der sie trennenden Mittelschicht (b) Schlüsse ziehen. Auch in manchen Bastfasern mit einer Mehrzahl ineinandergeschachtelter Schichtungscomplexe glaubte ich eine Confluenz der Grenzschichten im Verlauf der Tipfelcanäle mit Sicherheit verfolgen zu können. Es entstanden daraus die schematischen Zeichnungen in meinen Arbeiten: Beiträge 1843, Fig. 15 und "Leben der Pflanzenzelle", 1844, Taf. I, Fig. 52-54. Hierzu trat auch noch ein zweiter Irrthum, darin bestehend, daß ich, damals noch unbekannt mit der, aus der Entwickelungsfolge sich ergebenden Selbstständigkeit und successiven Entstehung der drei Schichtungscomplexe Fig. 1-4a, b, c der Holzfaser, auf die Gesammtheit dieser drei Schichtungscomplexe das in Anwendung brachte, was nur für jeden Einzelnen derselben richtig ist: die beiderseitige Begrenzung einer mittleren Celluloseschicht durch zwei, in der Schließhaut des Tipfelcanals vereinte Grenzhäute. Durch Entwickelungsstudien belehrt, fand ich, daß bei anderen Nadelhölzern der Zusammenhang äußerer und innerer Grenzschichten im Tipfel auch scheinbar nicht besteht (Beifolgende Tafel Fig. 2, 3, t, 8, d, e aus Pinus, wo die Primärwandung an den Tipfelpforten durch bestimmte und scharfe Umrisse abgeschlossen ist); daß auch bei Taxus wenigstens Andeutungen einer optischen Täuschung vorhanden sind. Eine, den erkannten Irrthümern entsprechende Berichtigung meiner Ansichten gab ich 1855 in der Bot. Zeit. S. 461 zu Taf. IV, Fig. IX 1-6, worunter besonders Fig. IX 4 den Sachverhalt am detaillirtesten darstellt 1).

¹⁾ Wenn Hofmeister S. 124 des Handbuches sagt: daß ich meiner ursprünglichen Auffassung der Zellenentwicklung zahlreiche und tiefgreifende Modificationen habe angedeihen lassen, so gebe ich dies zu in Bezug auf das ehen Besprochene. Ein begründeter Widerruf irrthümlicher Auffassung ist dem Fortschritt der Wissenschaft unstreitig fördersamer als ein starres Festhalten an vorgefaßten Meinungen gegenüber den beweiskräftigsten Thatsachen fortschreitender Erkenntniß. Wenn aber Hofmeister hinzufügt: Daß seit 1855 meine modifi-

666 Hartig.

Fragen so schwieriger Natur finden nur in Entwickelungsstudien ihre endgiltige Lösung. Es möge mir gestattet sein in Nachfolgendem eine kurze Übersicht meiner, auf diesem Wege gesammelten Erfahrungen zu geben, zuvor aber, für wünschenswerthe Controlarbeiten, die Herstellung der Präparate zu beschreiben, die mir bei meinen Untersuchungen gedient haben.

In der Cambialschicht älterer Baumtheile ist der Entwickelungsverlauf der Holzfaser ein etwas abweichender von dem der Holzfaser in den jüngsten Trieben, da in letzteren die Holzfasern sich verlängern und verhältnißmäßig dickwandiger sind als im Cambium alter Baumtheile, deren Holzfasern von der Mutterzelle in ihrer endlichen Länge sich abschnüren und im jugendlichsten Zustande bedeutend größer sind als in der treibenden Knospe. Es ist daher zweckmäßig, das Material für die Untersuchung theils den kräftigen, wachsenden Trieben, am besten von Pinus Laricio, theils den unteren Stammtheilen älterer, kräftig wachsender Nadelhölzer, am besten von Pinus Strobus, zu entnehmen, letzteres in tangentalen bis in die fertigen Holzschichten eindringenden Längsschnitten. Nach mehrtägigem Kochen in wässriger Lösung von Karmin-Ammoniak läßt sich Rinde und Bast vom Holzkörper der Triebe leicht ablösen. Letzterer, wie die Cambiumschnitte älterer Baumtheile, werden darauf in, mit 90% Wasser verdünntem Alkohol einige Monate aufbewahrt. Gießt man dann die alkoholige Flüssigkeit ab, ersetzt man sie durch Karminlösung, so erhält man, durch heftiges Schütteln der Flüssigkeit, für die Untersuchung eine Menge vollständig und ohne Verletzung isolirte Holzfasern aller Entwickelungsstufen, deren Altersfolge an Stücken erkennbar ist, in denen die Fasern durch Markstrahlgewebe noch im Zusammenhange geblieben sind. Dieses Präparat wird dann auf der Objectplatte mit einem burgunderfarbigen Decoct von Eichenrinde benetzt und unter Deckglas

cirten Auffassungen mehr durch abweichende Terminologie als im Wesen von der geläufigen Anschauung abweichend seien, so muß ich sagen, daß vom A bis zum Z meiner Auffassung ein schneidenderer Contrast zwischen ihr und den herrschenden Ansichten mir kaum denkbar erscheint. Will Herr Hofmeister damit andeuten, daß er selbst geneigt sei sich meiner Auffassung mehr und mehr anzuschließen, wie dies erfreulicher Weise geschehen ist in Bezug auf Anerkennung einer zweiten inneren Hautschicht des Zellschlauchs, wie es leider geschehen ist in Bezug auf die irrige Spaltungs-Hypothese, so kann mir solches nur angenehm sein.

gebracht. Dies neue Reagens gibt den verschiedenen Entwickelungsstufen des Zellschlauchs eine Schärfe und Bestimmtheit der Umrisse, selbst seiner kleinsten Bestandtheile, wie ich solche früher nicht gekannt habe. Starkes Lampenlicht bei starker Blendung sind auch hier nothwendig.

Zur Anfertigung guter Durchschnitte lege man einige Stücke des gekochten Präparates in eine ½ Wasser enthaltende Lösung von arabischem Gummi und lasse diese Lösung bis zur Sättigung langsam verdunsten. Aus der Gummilösung genommen und langsam getrocknet, lassen sich aus solchen Stücken Schnitte herstellen, in denen fast jeder linsenräumige Tipfel zweimal vom Messer durchschnitten ist. Kurzdauerndes Anhauchen gibt dem Gummi die für den Schnitt nöthige Geschmeidigkeit.

Präparate solcher Art zeigen folgenden Entwickelungsverlauf der jungen Holzfasern, zu dessen Erläuterung ich die schematischen Figuren 5-8 der beiliegenden Tafel gezeichnet habe. Unter ihnen zeigt Fig. 8 die Alterszustände zweier nebeneinander liegender Faserwände im Längendurchschnitt, von pp aufwärts in fortschreitender Entwicklungsfolge, daneben die beiden Zellschläuche, die aber einer Mehrzahl aufeinanderfolgender Zellschlauchverjüngungen angehörend gedacht werden müssen.

Im Cambium älterer Baumtheile beruht die Zellenmehrung auf einer sich wiederholenden Längstheilung derselben, für jeden Faserradius permanenten Mutterfaser, die im Herbste verholzt, wie alle von ihr abgeschnürten Tochterfasern. Im darauf folgenden Frühjahre tritt sie in den Zustand der Mehrungsfähigkeit zurück durch Verflüssigung ihrer Wandungstheile. Sie schnürt die Holzfasern nach Innen ab, während eine ihr in demselben Radius anliegende zweite Mutterzelle nach Außen die Fasern für den Bastkörper abschnürt. Mutter- und Tochterfasern, für Holz wie für Bast, sind anfänglich gleicher Form und Bildung. Die Unterschiede in der Tipfelbildung zwischen Holz- und Bastfasern treten erst später mit der Tipfelbildung auf. Die Unterschiede zwischen Holzfasern und Zellfasern, zwischen Fasern und Röhren (Gefäßen) des Laubholzes sind noch späterer Entstehung, so daß, abgesehen von den Markstrahlen, die jüngsten Cambiumschichten aus gleichgebildeten Fasern bestehen.

Abgesehen von der Primärwandung der Mutterzelle, die im Umfange der Tochterzellen sich langsam löst und die Veranlassung Sitzb. d. mathem.-naturw. Cl. LXI. Bd. I. Abth.

zur Annahme einer von den Tochterzellen abgesonderten Intercellular-Substanz oder eines vom Zellschlauche ausgeschiedenen Wandungsstoffes gewesen ist, besteht die junge Tochterfaser aus einem nackten Zellschlauche mit der, rasch zur normalen Form und Größe sich ergänzenden Hälfte des Zellkern aus dem Mutterschlauche. Ich erkenne unzweifelhaft die körnige Structur dieser jüngsten Wandungschicht (Fig. 8 pp), vermag aber bis jetzt nicht zu erkennen, ob die Körner in eine und dieselbe Haut verwebt oder ob sie zwischen zwei Schlauchhäute gebettet sind. Analoge, der Beobachtung günstigere Objecte sprechen für Letzteres.

In den jüngsten Holzfasern, die sich als solche dadurch zu erkennen geben, daß sie, in Folge noch nicht vollendeter Abschnürung meist mit den Enden noch paarweise zusammenhängen, sieht man nun, während aus dem Zellkerne ein neuer Zellschlauch in der Fig. 7 dargestellten Weise erwächst, die körnige Structur der Primärwandung allmählig verschwinden und an deren Stelle eine bestimmte, doppelte Contourirung treten (Fig. 8 a). Diese Primärwand ist überall gleich dick, steht mit dem neuen Zellschlauch nirgends in Verbindung und zeigt noch keine Spuren der späteren Tipfelbildung.

Besonders schön an den jungen Holzfasern kräftiger Maitriebe von *Pinus Laricio* sieht man jetzt erst, an gegenüberliegenden Stellen der benachbarten Zellschläuche, Aussackungen Letzterer in gleichen Zwischenräumen sich entgegenwachsen (Fig. 8 d).

Wo dies der Fall ist, verdünnt sich die Primärwand zwischen beiden Aussackungen immer mehr, bis die Endflächen letzterer aufeinandertreffen. Ob die Grenzhäute der Primärwandung hierbei erhalten bleiben und in die Verwachsung der Zellschläuche eingehen oder ob auch sie resorbirt werden, vermag ich nicht zu erkennen.

Anfänglich ist die Verwachsungsfläche der beiden Schlaucharme eine sehr kleine (Fig. 8 e), erweitert sich aber bedeutend (e f) bis zur Größe des ausgebildeten Tipfels, der anfänglich ein einfacher, d. h. ein solcher ist, dessen Scheidewand genau in der Grenzfläche beider Nachbarzellen liegt.

Daß ich diesen Vorgang mit der Conjugation der Spirogyren und anderer Zellenpflanzen in Beziehung brachte (Leben der Pflanzenzelle 1844, S. 36) erscheint mir auch jetzt noch gerechtfertigt.

Durch örtlich gesteigerten Flächenzuwachs der nun fertigen primären Zellwandung (Fig. 5 a-d, woselbst die verschiedenen Tipfelformen der Kiefern-Holzfaser: a-d, k, i, linsenräumige Großtipfel, e linsenräumige Kleintipfel, f, h. einfache Markstrahltipfel -- Röhrentipfel in verschiedener Ansicht, ein und derselben Faser schematisch eingezeichnet sind) überwächst diese nach Innen die Schließhaut des bis dahin einfachen Tipfels, wobei es geschieht. daß Letztere nach einer der beiden Nachbarzellen hingedrängt wird, der kuppelförmigen Wölbung sich anlegend und als Schließhaut eine centrale, nicht überwölbte Kreisfläche einseitig verschließend (Fig. 5. i), in der die Vereinigung der beiden Schlauchhäute einen bleibenden Verschluß bildet. Je zwei dieser napfförmigen Einsenkungen benachbarter Zellwände, in Folge der Conjugation genau zu einander passend, bilden zusammen einen intercellularen Linsenraum (Fig. 8 q-d), der demnach ganz der primären Zellwandung angehört. Es ist derselbe vollkommen ausgebildet, ehe noch die ersten, sogenannten Verdickungs- oder Ablagerungsschichten auftreten.

Über die Mitwirkung kleiner Zellkerne bei der Bildung des Linsenraumes habe ich S. 316 meiner Abhandlung im Jahrgange 1866 der Karsten'schen Zeitschrift gesprochen.

Nach völliger Ausbildung der hinfort sich nicht mehr verdickenden primären Zellwandung (Fig. 2—4 a) mit ihren linsenräumigen (Fig. 2, 3, t) und einfachen Tipfeln (Fig. 2—4, h—m) beginnt die Bildung des spiralig gelagerten Astathebandes in der Fig. 5 dargestellten Weise, die mir erst in neuester Zeit, durch Verwendung von Eichenrinde-Extract, zur klaren Anschauung gediehen ist. Ich kannte die Bildung schon seit langer Zeit, hatte sie aber mit dem Contractionsvermögen des Zellschlauchs in Beziehung gebracht. Jetzt erst habe ich die volle Überzeugung erlangt, daß der ihr entsprechende Vorgang den normalen Entwickelungserscheinungen angehört. Die Fig. 6 gegebene Abbildung ist zwar schematisch, ich habe aber nicht selten Bilder vor Augen gehabt, die ihr in allen Einzelheiten vollständig entsprachen.

Der sehr verdickte Zellkern Fig. 6 z, mit ausnahmsweise nur einem Kernkörperchen, zeigt schon innerhalb seiner Umrisse eine Anordnung seiner Kernstoffkörper zu Windungen, die sich außerhalb des Zellkerns in eine schlauchförmige Serpentine fortsetzen.

Von z aus nach x hin, erhalten die Kernstoffkörper immer ausgeprägter die Bildung von Elementarkörpern, die bei x in der Richtung der nun zur Spirale gelagerten Serpentine in Verbandstellung getreten sind, weiterhin zu den Primitivfasern des Astathebandes verwachsen (S. meine Schriften "Über Bestand und Wirkung der explosiven Baumwolle", Braunschw, 1847, Oehme u. Müller; Bot. Ztg. 1858, Taf. IV, Fig. IX, 1-6; 1862, Taf. III; 1863, Taf. XI). Dieser geordneten Verbandstellung der Elementarkörper entspringen die von Naegeli definirten Streifensysteme 1) ein und derselben Wandungsschicht, die aber keinen Falles verwechselt werden dürfen, weder mit den spiralig aufsteigenden Windungsrändern des Astathebandes (Fig. 6 unten), noch mit augenliedförmigen Spaltungen des Bandes, die über den inneren Tipfelkreis hinwegziehen (Fig. 3 v), noch mit den Faltungen geschlossener Wandschichten (Fig. 3 r).

In den Figuren 2—4, die Nadelholz-Holzfaser in verschiedenen Schnittrichtungen darstellend, sieht man innerhalb der mittleren, aus dem Astathebande bestehenden Wandungsschicht noch eine innere Grenzschicht cc. Die vorhergehend entstandene dicke Mittelschicht bb verhindert unmittelbare Wahrnehmung ihrer Entwickelung. Die Selbstständigkeit derselben läßt sich aber folgern aus ihrem, von dem spiralig gewundenen Baue der Mittelschicht durchaus abweichenden, ununterbrochen schlauchförmigen Zusammenhange; aus ihrer durchaus selbstständigen Spiralfaltung (Fig. 3 r), wie aus dem Umstande, daß diese innerste Wandungsschicht sich häufig selbstständig zu Kammern abschnürt (Fig. 3 r aus dem Holze von Juniperus, s aus dem Holze von Strobus²).

¹⁾ Die sogenannte Waldwolle, Kiefern Bastfasern durch Maceration aus den Nadeln gewonnen, enthält einzelne, nur aus primärer Wandung bestehende, bandförmig abgeplattete Fasern, in denen sich alle Übergänge aus, im Verbande liegenden Elementarkörpern, zu sich kreuzenden Streifen erkennen lassen. Wahrscheinlich zur Erhöhung des Zusammenhanges sind der Waldwolle geringe Menge thierischer Wolle heigemengt. Sehr dünne Querschnitte letzterer aus einem Gummi-Magma zeigen Streifensysteme in der Querfläche. Auch hier erkenne ich deutlich im Mittelpunkte der Areolen den dunklen Centralpunkt der Elementarkörper.

²⁾ Schon in meinen Jahresherichten 1837 nannte ich Fasern dieser Bildung "Zellfasern". Auch dieser Name ist seitdem in "Holzparenchym" umgeändert und
das Organ dadurch den parenchymatischen Bildungen zugezählt worden, zu denen
es sicher nicht gehört. Der Gebrauch, die von mir in die Wissenschaft eingeführten

Mit der Ausbildung der innersten Wandungsschicht (c) versehwindet jede Spur eines Zellschlauches. Es ist wahrscheinlich, daß derselbe verwandelt werde in diese letzte, innerste Wandungsschicht der Holzfaser.

Hiernach ist die Entwickelung der drei Schichtungscomplexe einer und derselben Faserwand (Fig. 2-4, 8, a, b, c) eine successive, der Art, daß die inneren derselben die jüngeren sind. Die Unterschichten jedes einzelnen Schichtungscomplexes hingegen sind nahe gleichzeitiger Entstehung, nur die beiden Grenzschichten, hervorgegangen aus den Häuten des Zellschlauchs, sind um etwas älter als die aus dem Inhalte des Schlauchraumes (Ptychoderaum) gebildete Mittelschicht. Die granulirte Structur dieser Grenzhäute, ihr in der Schließhaut des Tipfelkanals bestehender Zusammenhang, ihr zu Schwefelsäure und Salpetersäure gleiches, den Mittelschichten entgegengesetztes Verhalten, die Übereinstimmung aller ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften mit den Häuten des Zellschlauchs und mit der Hüllhaut des Zellkerns, bestätigen die Umbildung aufeinanderfolgender Zellschlauch-Generationen in die Schichtungscomplexe der Zellwandung, wie solche die unmittelbare Beobachtung der Entwickelungsfolge zu erkennen gibt.

Eine Verkittung der ursprünglich getrennten Zellwandungen vermittelt die, sich langsam lösende Substanz der Mutterzellenwandung. Diese, die intercellularen Räume mitunter dicht erfüllende Substanz (Fig. 2 i) erscheint mir vollkommen homogen, wenn sie, an Querschnitten aus mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali behandelten Holzstücken, durch Chlorzink-Jodkalium zu bedeutender Quellung gebracht wurde.

Daß nicht in allen Zellen drei Schichtungscomplexe sich ausbilden, beweisen schon die Markstrahlzellen, in denen nur eine Primärwand zur Ausbildung gelangt (Fig. 2, 3 h), so daß in den linsenräumigen Kleintipfeln derselben (Fig. 2, 3 e) diese nur auf der Faserseite von einer zweiten und dritten Wan-

Novitäten umzutaufen ist es, der mir vielseitig den Vorwurf zugezogen hat durch abweichende Terminologie das Verständniß meiner Schriften erschwert zu haben. Einem alten, wohlbegründeten Gebrauche gemäß hat aber Niemand das Recht, vom ersten Entdecker aufgestellte Namen abzuändern. Es würde anderen Falles daraus eine babylonische Sprachverwirrung hervorgehen.

dungsschicht bekleidet sind, während auf der Markstrahlseite die Primärwand des Linsenraumes zu Tage liegt.

In den, die verschiedenen Schnittrichtungen der ausgebildeten Kiefer-Holzfaser darstellenden Figuren 2-4 ist die primäre Zellwand mit a, die secundäre mit b, die tertiäre mit c bezeichnet. Zwischen den Primärwänden liegen nicht allein die linsenräumigen Groß- und Kleintipfel (Fig. 2-4t, e), sondern auch die großen einfachen Tipfel zwischen Markstrahlzellen und Holzfasern (m, h), die ich Röhrentipfel nenne, weil sie in den Holzröhren (Gefäßen) aller Laubhölzer da vorkommen, wo Markstrahlen an ihnen vorbeiziehen. Unter den Nadelhölzern ist es nur die Pinus-Gruppe (die Gattungen mit 2-5zähligem Nadelbüschel), bei denen sie in den mittleren Stockwerken der Markstrahlen vorhanden sind, während die oberen und unteren, seltener auch einige mittlere Stockwerke linsenräumige Kleintipfel besitzen. Diese einfachen Röhrentipfel sind insofern von außergewöhnlicher Bedeutung, als sie die granulirte Schließhaut (Fig. 4 h, m) in großen Flächen der Beobachtung darbieten und den hier sehr weiten Windungsspalt des Astathebandes der secundären Zellwandung in allen Fällen erkennen lassen, durch die Kreuzung ihrer Grenzlinien (Fig. 4 h) die nicht dem Tipfel, sondern der secundären Zellwand angehören. Die Weite des Windungsspaltes in der Umgebung dieser Tipfelflächen hat dann auch zur Folge, daß im Querschnitte derselben, von den Schnittflächen ss, Fig. 2 aus gesehen, die innerste Wandgrenze nicht senkrecht zur Querfläche steht, sondern einerseits nach oben, andererseits nach unten in schräger Richtung verläuft. Immer und überall ist die Tipfelfläche ein äußerst zartes Häutchen, viel dünner als die Primärwandung und von dieser durch die eingewebten Körnchen unterschieden. In den Figuren 2 und 3 habe ich sie durch punktirte Linien bei h angedeutet. Wäre die Tipfelhaut so dick wie sie Hofmeister in den Figuren 49 und 54 zeichnet, dann würde ein Streit über Offen- oder Geschlossensein der Tipfelkanäle nicht bestehen können.

Die secundäre Zellwandung (Fig. 2—4 b) erscheint in allen Schnittrichtungen einfach geschichtet. Nur an sehr flachen Querschnitten erkennt man stets ohne Weiteres den durchschnittenen Windungsspalt in der Fig. 2 bei d angedeuteten Trennung. Man sieht denselben auch in der Aufsicht nicht allein auf dem einfachen Röhren-

tipfel der Markstrahlen (Fig. 4 h), sondern auch nicht selten über den innern Kreis der linsenräumigen Tipfel als augenliedförmigen Spalt hinwegziehen in einer, den Windungen des Astathebandes entsprechenden, schräg aufsteigenden Richtung. Seltener sieht man zwei solcher Spalten in gekreuzter Stellung (Fig. 3 v). Ich weiß nicht woran es liegt, daß man oft vergebens nach Spuren dieser Tipfelspalten sucht. Zu den von mir im Jahrg. 1862 der Bot. Ztg. aufgeführten Fällen, in denen die Spiralstructur des Astathebandes sich zu erkennen gibt, liefert jeder alte, mit Flechten sich bedeckende Bretterzaun von Nadelholz reichlichen Beitrag. Ich besitze Stücke verwitternden Holzes, in denen jede Holzfaser die spiraligen Windungen durch Contraction ihres Astathebandes in deren ganzem Verlaufe ohne weitere Bearbeitung erkennen läßt. Über die Auflösung der Schichtungen des Astathebandes in Primitivfasern und Primitivkügelchen durch Behandlung der in Pyroxylin verwandelten Holzfaser mit Äther (Collodiumbildung) habe ich in meiner Schrift "Bestand und Wirkung der explosiven Baumwolle", Braunschweig, Oehme und Müller 1847 meine Beobachtungen mitgetheilt.

Die tertiäre Zellwandung (Fig. 2-4cc), das was ich ursprünglich Ptychode nannte 1), ist verhältnißmäßig dünn und stets mehr oder weniger deutlich gefaltet; am hervortretendsten bei Taxus, sehr deutlich auch bei den Cypressen (Fig. 3r, t aus Juniperus). Bei Pinus ist die Faltung nur angedeutet (Fig. 3s aus Strobus). Nur dieser Theil der Faserwand ist es, der sich Juniperus und Strobus zu Kammern abschnürt (Fig. 3r aus Juniperus, s aus Strobus). Daß auch er aus Grenzhäuten und Zwischenschichten zusammen-

¹⁾ Zu der, die Priorität betreffenden Note 2, Seite 124 des Handbuches erlaube ich mir auf Seite 12 der Beiträge (1843) zu verweisen, wo es wörtlich in Bezug auf die Zellwand heißt "Augenscheinlich geht die ganze Bildung aus zwei ursprünglich gebildeten, einfachen Zellhäuten (Ptychodezellen) hervor". Von der richtigen Ansicht geleitet, daß die innere Wandungsschicht ein endlicher Entwicklungszustand dessen sei, was ich in der Befruchtungstheorie (1842) "Innenschlauch" nannte, deutete ich dies durch die Namen "Ptychode und Ptychodezelle" an (S. auch "Leben der Pflanzenzelle" 1844 woselbst Seite 5 gesagt ist: Daß meiner Ansicht nach der Zellschlauch nichts Anderes als die jugendliche Ptychode sei). Fehlerhaft waren meine ursprünglichen Ansichten nur darin, daß ich die mittlere und äußere Wandungsschicht als Aussonderungsproduct der Ptychode annahm. Indeß ändert dies nichts in der Prioritätsfrage, da zuerst ich selbst meine Augabe berichtigt habe.

gesetzt ist, zeigt die Anatomie der oft sehr dicken, getipfelten, nur von ihr gebildeten Querscheidewände (Fig. 3 r).

- 6. Wie der Name "Differenzirung des Wassergehaltes" für die Schichtenbildung, so ist für das örtliche Zurückbleiben des Dickezuwachses der Name "Localisirung" zwar gefunden, nicht aber die Ursache dieser Erscheinungen, die ich in einer, der Copulation ähnlichen Vereinigung der Schlauchhäute zu Schließhäuten finde. Daß Tipfel auch auf der nach außen gekehrten Wand der Oberhautzellen vorkommen, habe ich selbst nachgewiesen (Naturg. der forstl. Culturpfl., Taf. 31, Fig. 3, 5). Es beweist dies nichts gegen Obiges, wie Hofmeister meint (S. 171 unten), sondern nicht mehr, als daß die Vereinigung der beiden Schlauchhäute zur Schließhaut stattfinden könne, ohne Mitwirkung eines benach barten Zellschlauchs. Da hingegen, wo eine Correspondenz der Tipfelkanäle zweier Zellen besteht, da muß eine "ursachliche Bedingung" in wechselseitigen Beziehungen der beiden Nachbarzellen bestanden haben.
- 7. Nach der Darstellung Hofmeister's besteht eine wirkliche Sonderung zwischen den verschiedenen Schichten der Zellwandung nicht, sie ist vielmehr nur eine scheinbare, durch schichtenweise Differenzirung des Wassergehaltes (S. 191 unten). Hofmeister selbst gibt Seite 195 so reiches Material zur Widerlegung seiner Angaben, daß eine Vermehrung desselben überflüssig erscheint.
- 8. Hofmeister kennt einen Unterschied zwischen Cellulosebestand und Zellhaut jedes einzelnen Schichtungscomplexes der Zellwandung nicht, und läßt daher die Tipfelflächen aus dem Cellulosebestand der Primärwandung gebildet sein. Dieser Ansicht sind die Zeichnungen Seite 176 und 196 entsprungen, in denen den Schließhäuten der Tipfelflächen eine Dicke gegeben ist, die solche nicht zum zehnten Theil erreichen.
- 9. Der linsenräumige Tipfel kann nicht dadurch entstehen, daß an seiner Stelle die erste Wandungsschicht in der Verdickung zurückbleibt und von später gebildeten Verdickungsschichten kuppelförmig überwölbt wird (Seite 174), denn der ganze Linsenraum ist, bis auf die beiden centralen Mündungen, von der primären Zellwandung in gleicher Dicke umgeben. Durch spätere Verdickung der angrenzenden Zellwandflächen wird der Tipfelkanal verlängert; mit der Bildung des Linsenraumes haben die Verdickungs-

schichten nichts zu thun. Ersterer ist schon fertig, ehe noch ungleiche Wandungsverdickung eintritt.

10. Über die Bildung des linsenräumigen Tipfels bestehen drei verschiedene Ansichten: Mohl und Karsten halten bei de Centralpforten durch Schließhäute versperrt. Schacht meint: es sei der Linsenraum anfänglich durch eine mittlere Scheidewand in zwei halblinsenförmige Hälften getheilt, wie ich dies Fig. 4 bei o erläuterungsweise gezeichnet habe; die beiden kreisförmigen Pforten hingegen seien zu jeder Zeit nach den beiden Zellräumen hin geöffnet. Durch später eintretende Resorption der mittleren Längsscheidewand würde eine offene Verbindung zwischen den Räumen der benachbarten Fasern hergestellt. Ich selbst finde nur eine der beiden Centralpforten durch eine Schließhaut gesperrt, den Linsenraum nur einseitig in den Zellraum ausmündend und erkläre den einseitigen Verschluß hergestellt durch seitliche Verschiebung der ursprünglich intermediären Schließhaut des einfachen Tipfels, wie ich solches vorhergehend zur Darstellung der Entwickelungsfolge an Fig. 8 f, q, h veranschaulicht habe (S. auch Bot. Ztg. 1862, Taf. III, Fig. 19). Hofmeister schließt sich der Schacht'schen Auffassung an und belegt die aus eigenen Untersuchungen gewonnene Überzeugung mit einer Abbildung, von der ich Fig. 1 meiner Tafel eine treue Copie gegeben habe, um jede Mißdeutung fern zu halten. In diesem Querschuitte aus Kiefernholz soll zwischen h und m ein "behöfter Tipfel" liegen (S. 175) und bei * die innerste Grenzschicht der Wandung mit der äußeren Grenzschicht im Zusammenhange stehen. Beides ist falsch. Was Hofmeister als "behöften Tipfel" abgebildet hat, ist in der Wirklichkeit ein einfacher Röhrentipfel, die Zeichnung noch in viel Anderem unrichtig und unvollständig, daher ich in Fig. 2 eine Berichtigung derselben gegeben habe, erweitert bei t durch Hinzufügung des Durchschnittes eines behöften Tipfels, um zu zeigen, daß Hofmeister solchen nicht genügend kennt und ihn verwechselt hat mit den einfachen Tipfeln der Laubholz-Holzröhren und der Kiefern-Holzfasern (unter den Nadelhölzern nur bei allen 2-5 nadligen Gattungen vorhanden), wo Markstrahlen an diesen vorbeiziehen (Fig. 2, h-m im Querschnitt, Fig. 3 hh im Schälschnitt und Fig. 4, m im radialen Längenschnitt), woselbst die scheinbare Kreuzung der Umrißlinien dieser Tipfel veranlaßt ist durch die, hier weit auseinandertretenden Windungsränder des 676 Hartig.

Astathebandes. Die granulirte Schließhaut habe ich in den Figuren 2—4 bei h gezeichnet und die behauptete Verschmelzung der Grenzhäute bei * der Hofmeister schen Abbildung ebenfalls berichtigt. Es kommen bei den Kiefern linsenräumige Tipfel in Anschluß an Markstrahlzellen vor [Fig. 2, 3, 4, e], und zwar in den oberen und den unteren, selten auch in einzelnen mittleren Stockwerken; sie sind aber außerordentlich klein und mit dem was Hofmeister als einen behöften Tipfel ausdrücklich benennt, nicht zu verwechseln. Beim heutigen Standpunkte der Histologie kann nicht jeder Arbeiter Specialität in Allem sein, wünschenswerth ist es aber doch, daß Schriftsteller, die ein Schiedsrichteramt ausüben wollen, zuvor sich mit dem Gegenstande des Streitpunktes näher befreunden.

Was die Angaben Schacht's betrifft, so kann jeder Arbeiter am Mikroskope — der es versteht Querschnitte aus Kiefernholz herzustellen, in denen dieselben Tipfelräume zweimal durchschnitten sind 1) - sich leicht von der Unhaltbarkeit derselben überzeugen. Nach Schacht soll die ursprüngliche Tipfelfläche als mittlere Längsscheidewand des Linsenraumes sich noch lange Zeit nach vollendeter Tipfelbildung erhalten, später aber resorbirt werden zur Herstellung offener Verbindung zwischen den Nachbarzellen. Wäre das der Fall, so müßte an jungen Fasern die Längsscheidewand anatomisch nachweisbar sein, ungefähr so wie ich dies Fig. 4 o der Erläuterung wegen gezeichnet habe. In Tipfelräumen, die zweimal vom Schnitt getroffen wurden, wird man ebensowenig in der jungen wie in der fertigen Holzfaser eine Spur davon vorfinden. Wollte man annehmen, daß in solchen Tipfelräumen der Schnitt die Längswandung hinweggerissen habe, so müßten wenigstens an den Kanten des Linsenraumes (Fig. 4 n) die Reste eines solchen Verlustes in Hervorragungen erkennbar sein. Das ist nimmer und nirgends der Fall. Immer und überall endet der Tipfelraum am Linsenrande in einen scharfen und bestimmten, ausspringenden Winkel (Fig. 8, m), von dem aus die Trennung der beiden Nachbarwände sich fortsetzt, wenn diese durch Kochen oder Maceriren bewirkt wird. Es bedarf hier also gar nicht der Bekanntschaft mit dem Entwickelungsverlaufe, um daraus den Irrthum nachzuweisen, in den

¹⁾ Am vollkommensten gelingt dies aus einem Magma cambialer, durch anhaltendes Kochen isolirter Holzfasern mit arabischem Gummi. Vergl. S. 667.

Schacht versiel durch Betrachtung nicht hinlänglich dünner Schnitte, an denen der obere oder untere Linsenrand bei nicht sehr starker Vergrößerung eine Täuschung leicht bewirken kann.

Die Tipfelfrage ist insofern von großer Wichtigkeit, als sie mit der Frage über Saftbewegung in engster Beziehung steht, da letztere aus ganz anderem Gesichtspunkte betrachtet werden müßte, wenn es wahr wäre, daß alle den Holzsaft aufwärtsleitenden Organe untereinander in offener Verbindung stehen.

- 11. Spaltförmige Erweiterungen der Tipfelkanäle, wie diese Hofmeister S. 177 abbildet, gibt es nicht. Die schräg aufsteigenden, die Tipfelkanäle einschließenden Spalten werden stets durch die auseinanderweichenden Ränder des spiralig gewundenen Astathebandes gebildet. Sehr schön zeigt dies die in Salpetersäure und chlorsaurem Kali isolirte *Taxus*-Holzfaser.
- 12. Holz von Caryota urens besitze ich nicht, kann daher Fig. 9, S. 176 des Handbuches nicht controliren. Die Scheidung der Endfläche zweier correspondirender Tipfelkanäle durch eine so mächtig entwickelte Primärwand, wie solche die Abbildung zeigt, liegt aber ganz außer dem Gebiete meiner Erfahrungen, und muß ich auch diese Abbildung so lange als eine verfehlte betrachten, als nicht von anderer Seite eine so außergewöhnliche Tipfelbildung constatirt ist.
- 13. Daß das Protoplasma nur langsam und nicht in jedem Verhältniß mit Wasser mengbar sei, bestätigt sich in allen den Fällen nicht, in denen eine unmittelbare Prüfung hierauf möglich ist, wie beim Schlauchsaft der Charen, Vaucherien, Tradescantien etc. (Bot. Ztg. 1855. S. 398). Gelblich gefärbter Schlauchsaft ist mir bis daher nicht zu Gesicht gekommen, auch würde ich denselben vergleichsweise nicht "durchsichtig" nennen. Durch die von Hofmeister gegebenen Definitionen sind meine Zweifel an der Existenz eines Protoplasma, d. h. einer Flüssigkeit, aus welcher organisirte Körper unmittelbar, durch Urzeugung entstehen, keineswegs vermindert (S. Karsten Bot. Untersuch. Jahrg. 1866, S. 279, 317).
- 14. Was das von Hofmeister adoptirte Vorkommen netzförmig verzweigter und anderer Tipfelkanäle betrifft, die sich um die größeren, netzförmig verzweigten Kanäle spiralig winden, gebe ich in Fig. 9 eine Copie des oberen Theiles der von Hofmeister S. 178 aufgenommenen Millardet'schen Zeichnung; Fig. 10 und 11

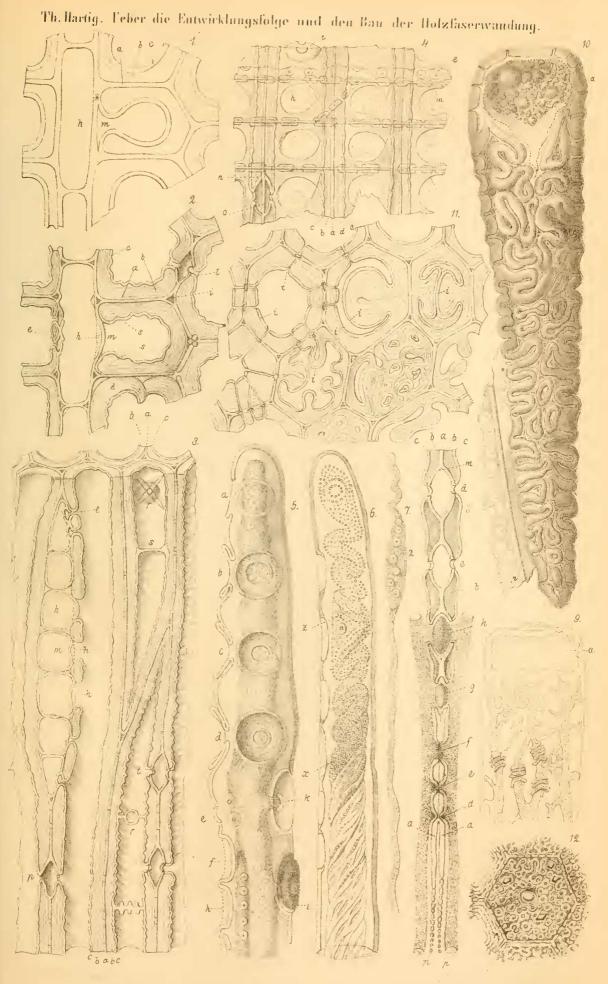
678 Hartig.

die Abbildung desselben Gegenstandes, sehr große Zellen in der Samenschale der Paranuß (Bertholletia excelsa), wie ich sie sehe; Fig. 10 die Zellen isolirt durch Salpetersäure und salzsaures Kali; Fig. 11 Querschnitte aus diesem Zellgewebe in verschiedenen Höhen, die Zellendurchschnitte linker Hand mit normalem Wandungsbaue und zum Theil gabelförmig getheilten Tipfelkanälen aus den oberen, äußeren Zellentheilen (Fig. 11, a) 1), die Zellen rechter Hand aus tieferen Zellentheilen. Das allein Ungewöhnliche des Zellenbaues beruht auf örtlich eintretenden Wucherungen der Zellwand in das Innere der Zelle hinein. Die zwischen diesen Auswüchsen verbleibenden Räume sind allerdings untereinander communicirend, können aber ebensowenig Tipfelkanäle genannt werden, wie die Räume zwischen den Mehlkörnern einer Stärkemehlzelle, Eine schlauchartige Auskleidung dieser Räume entstammt dem, in der oberen Weitung (Fig. 10 a) noch ungetheilt vorhandenen, Körner führenden Zellschlauche; sie steht wohl in naher Beziehung zu der Angabe häufigen Vorkommens von Pilzfasern im Innern dieser Zellen. Trotz allen Bemühungen habe ich von den, Fig. 9 bei x copirten, spiralig verlaufenden, sogenannten Tipfelkanälen auch nicht einmal eine Andeutung auffinden können. Bei einiger Praxis am Mikroskoptische wird jeder Beobachter Angaben solcher Art in das Gebiet der Täuschungen verweisen 2).

Bei meinen, diesen Gegenstand betreffenden Control-Untersuchungen hat sich eine beachtenswerthe Thatsache herausgestellt. Nach 5—6tägigem Liegen der Nußschalen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali, erhalten die in Rede stehenden Zellen eine orangegelbe Farbe. Wäscht man die Schaalstücke in Wasser aus, läßt man sie hierauf trocken werden, dann ergibt sich aus Querschnitten, daß nur die innerste, tertiäre Wandung (Fig. 11 cc) gelb gefärbt

¹⁾ Es ist unbegreiflich, wie Hofmeister, von dem man doch annehmen muß, daß er die Zeichnungen und Angaben Millardet's nicht aufgenommen habe, ohne das, in jeder Obsthandlung leicht zugängliche Material einer controlirenden Untersuchung zu unterwerfen, diesen oberen Theil der Zelle als eine besondere Epidermiszelle bezeichnen konnte.

²⁾ Hofmeister citirt: Millardet, Ann. sc. nat. 4. Sér. 34. Ich habe die ganze 4. Ser. und auch die 5. wiederholt durchgesehen, die citirte Arbeit Millardet's aber nicht auffinden können.



Sitzungsbericht, d.k. Akad. d.W. math. naturw. Cl. XLIX.Bd.H.Abth. 1870.